

*DE LA VALEUR DIAGNOSTIQUE DES CARACTÈRES STRUCTURAUX
DANS L'ÉTUDE COMPARATIVE DES BOIS VIVANTS
ET FOSSILES DES DICOTYLÉDONES*

Par A. LOUBIÈRE.

Dans les bois des Dicotylédones les combinaisons des éléments histologiques sont moins simples et moins uniformes que dans ceux mieux connus des Conifères. Le trait commun à ces deux groupes est la production de zones annuelles d'accroissement. Chez les Dicotylédones la disposition la plus répandue et par conséquent la plus typique des compartiments du bois est la présence simultanée (sauf pour les Wintéraées) de vaisseaux, de trachéides, de fibres ligneuses, de parenchyme ligneux, de cellules fibreuses et de parenchyme des rayons médullaires. On a affaire ici à une série de formes différentes de tissus que l'on distingue aisément dans les bois vivants, mais cette séparation sera difficile chez les fossiles dont la conservation des tissus fait paraître les membranes plus minces lorsqu'elles ont été desséchées. Dans la détermination des bois, il sera indispensable de comparer attentivement les fossiles aux types actuels. Outre la nature des éléments dont se compose le bois des Dicotylédones, il y a lieu également de tenir compte de la distribution et de l'arrangement des tissus. Les caractères tirés de l'examen de la structure des plantes ligneuses Dicotylédones sont donc variés, mais d'importance inégale. Reprenons cela de plus près.

L'épaisseur des couches annuelles d'accroissement change dans le même individu suivant les conditions de végétation, suivant l'âge, les membres végétatifs correspondants, le climat. Elle est plus grande, en effet, si l'année est humide que si elle est sèche, si la nutrition est abondante que si l'année est pauvre. Pour une même année, elle est toujours plus faible sur les rameaux que sur le tronc. Suivant les conditions de végétation, on peut observer dans un même individu un développement excentrique, alors que d'autres espèces croissent également de tous côtés ; il est de règle pour les branches. Chez les Dicotylédones, c'est ordinairement sur la face supérieure des rameaux latéraux que les couches excentriques présentent leur

plus grande épaisseur, tandis que chez les Conifères, c'est au contraire sur la face inférieure. Il sera cependant assez difficile de se rendre un compte exact des faits chez les bois fossiles qui sont en grande partie altérés par le frottement.

On a maintes fois essayé de se fonder sur le degré de l'intensité qu'offre la caractérisation des zones annuelles dans les bois fossiles pour arriver à reconnaître l'époque d'apparition des saisons à la surface de la terre, et souvent on a été conduit à des contradictions flagrantes. C'est qu'en effet la production des couches d'accroissement n'est pas seulement fonction du climat, de l'espèce, etc., mais aussi de l'altitude, ainsi que de la topographie. Dans les pays chauds, les zones annuelles manquent souvent ou sont peu différenciées dans les régions basses et encaissées, tandis qu'elles sont au contraire nettement marquées chez les troncs des régions hautes qui subissent de fortes variations saisonnières.

Dans certains genres on peut voir des différences très grandes en ce qui concerne la largeur de ces zones d'accroissement, par exemple entre les larges couches ligneuses des *Ailantus*, des *Catalpa* d'une part, et les étroites zones concentriques des *Citrus*, des *Buzus* d'autre part. Par contre chez divers bois, les zones annuelles manquent ou sont peu nettes. Comme chez les Conifères leur netteté dépend d'une variation dans la structure, à savoir la différence des éléments du bois d'automne par rapport aux éléments du bois de printemps de la couche d'accroissement contiguë. On trouve la cause de délimitation des couches annuelles successives dans une diminution progressive du diamètre radial et par conséquent dans un aplatissement tangentiel des divers éléments printaniers, à mesure qu'on se rapproche vers la limite externe du bois automnal. Il s'y ajoute, en outre, une augmentation dans l'épaisseur de la membrane. Dans certaines plantes ligneuses, l'aplatissement n'est pas accompagné d'un épaissement de la paroi (*Betula*, *Populus*, *Salix*, etc.). D'ordinaire, il y a en même temps aplatissement et épaissement (*Laurus*, *Carpinus*, etc.). C'est quand, à une différence dans la nature des tissus, vient s'ajouter une brusque différence dans le diamètre des éléments et dans l'épaisseur de leur membrane que la distinction des zones d'accroissement est le plus facile à saisir même à l'œil nu (*Quercus*, *Fagus*, etc.). Mais, quand ces changements s'introduisent lentement, la limite est de moins en moins facile à observer, et c'est avec peine que le microscope la met en évidence. Ainsi, les particularités de structure des anneaux annuels, exposées jusqu'ici, présentent des variations considérables, et répondent à plusieurs facteurs qui sont d'ordre plutôt biologique que d'ordre anatomique. Elles ne peuvent pas être utilisées comme caractères absolus dans les diagnoses.

Le plus souvent, chez les fossiles, l'écorce manque et c'est habituellement le bois secondaire le plus âgé capable de résistance qui

est conservé. La structure secondaire ligneuse des Dicotylédones diffère surtout de la structure primaire ligneuse par l'absence de vaisseaux annelés et spiralés. Les vaisseaux présentent des particularités indifférentes à côté des caractères d'une réelle valeur.

La section transversale arrondie ou elliptique des tubes vasculaires peut dépendre du tissu environnant et peut résulter de la pression que celui-ci a exercée, et alors la forme de la section perd toute signification.

La grandeur des vaisseaux est variable ; cependant les vaisseaux du bois de printemps sont presque toujours plus larges que ceux du bois d'automne. Chez les bois des pays tropicaux, elle est uniforme lorsque la croissance est continue. Elle varie alors de 200 à 400 μ chez les Dialypétales et de 100 à 200 μ chez les Gamopétales. Les vaisseaux sont tous de même largeur, mais ordinairement leur diamètre va décroissant de dedans en dehors de la couche d'accroissement, quand elle existe.

Le nombre des vaisseaux, sur une surface donnée de section transversale, ne fournit pas un caractère essentiel pour la diagnose. Cependant il convient de noter que généralement les bois des Gamopétales présentent 50 à 100 vaisseaux au millimètre carré ; d'autres bois en comptent très souvent plus de 100.

Les parois longitudinales des vaisseaux sont ordinairement ponctuées chez les Angiospermes, et d'autant plus serrées sur la paroi de contact. Les ponctuations des parois latérales sont petites, aréolées ; la ponctuation interne étant elliptique. Plus rarement, on trouve dans les vaisseaux des épaisissements en spirale qui existent concurremment avec les ponctuations.

Lorsqu'elles existent, les cloisons transversales ont une direction horizontale ou oblique. Dans le premier cas, il se produit une seule et large ponctuation centrale ; il ne reste plus alors qu'un bourrelet annulaire de cette cloison. Dans le second cas, il se forme dans la cloison plusieurs perforations. Ces ouvertures sont rarement circulaires, arrondies ou elliptiques (*Ulmoxylon*) ; habituellement, elles sont étirées perpendiculairement au grand axe de la cloison qui présente des perforations scalariformes (*Corylus*, *Acer*, *Platanus*, etc.) ; ailleurs, elles sont petites en forme de fente polygonale (perforation en réseau).

La cavité des vaisseaux est souvent obstruée par des cellules comblantes, les thyles. Ces productions particulières qui se trouvent dans les bois actuels se rencontrent également dans les bois fossiles, sans avoir pourtant une valeur quelconque pour les diagnoses.

Au point de vue de leur répartition générale, sur une surface donnée de section transversale, les vaisseaux sont tantôt isolés, tantôt accolés en assises, tantôt groupés en faisceaux. Qu'ils soient ouverts ou fermés, ils ne diffèrent que par la permanence des cloisons

transverses dans les premiers, et leur destruction dans les seconds. Les vaisseaux fermés constituent la plus grande partie du bois secondaire chez les Dicotylédones. Les vaisseaux existent quelquefois en égale quantité (*Acacia*), le plus souvent en plus grand nombre dans la région interne, rarement plus nombreux au bord externe de la zone d'accroissement. Ils sont quelquefois uniformément disséminés (*Laurus, Acer, Populus, etc.*). Ils peuvent être tous de la même largeur ; mais d'ordinaire leur diamètre va décroissant de dedans en dehors. Les plus étroits ont parfois une bande spiralee qui manque aux plus larges (*Ulmus, Robinia, etc.*). Chez d'autres bois, ils portent la même sculpture (*Quercus, Fraxinus, etc.*). Les trachéides, effilées en pointe à leurs extrémités, se distinguent des segments successifs des vaisseaux par leur longueur et leur largeur.

Les fibres ligneuses sont des cellules d'un diamètre inférieur à celui des autres éléments ligneux ; leurs extrémités sont bifurquées ou pointues. Elles portent des ponctuations peu nombreuses étirées obliquement vers la gauche, le plus souvent simples, quelquefois aréolées comme dans les genres *Quercus, Fraxinus*. A côté des fibres non cloisonnées, on en trouve d'autres qui sont divisées par des cloisons transversales. Leurs parois sont fortement épaissies et lignifiées. Cependant il peut arriver qu'une de ces couches échappe à la lignification en prenant une consistance cartilagineuse ; ordinairement, c'est la couche interne (*Ulmus, Betula*), plus rarement, la couche moyenne, comprise entre les deux couches lignifiées. Ce caractère, d'observation délicate, est parfois d'une importance incontestable.

Les cellules fibreuses sont semblables aux fibres ligneuses sous le double rapport de la structure et de la forme chez les bois vivants, elles diffèrent cependant par le contenu qui est en général de l'ami don.

Les cellules du parenchyme ligneux sont allongés, prismatiques avec terminaisons coupées soit à angle droit, soit en biseau ; les membranes sont plus minces que celles des fibres ligneuses et présentent sur toute leur étendue des ponctuations arrondies ou elliptiques. Les éléments de ce parenchyme sont diversement distribués dans la masse des compartiments. Ils peuvent quelquefois être isolés ; le plus souvent ils accompagnent les tubes vasculaires soit qu'ils entourent chaque vaisseau ou chaque groupe de vaisseaux d'une sorte de gaine, soit qu'ils s'étendent latéralement en forme de bandes, reliant les tubes vasculaires au parenchyme des rayons du bois. On désigne sous le nom de paratrachéale ou de circumvasculaire la position du parenchyme ligneux lorsqu'il entoure les vaisseaux (*Lauracées*), et sous le nom de métatrachéale ou de circum-médullaire, la position du parenchyme qui forme des prolongements latéraux à l'intérieur ou à côté desquels se trouvent les vaisseaux et

qui alternent avec les bandes de trachéides (*Fraxinus, Ficus, etc.*).

Les caractères tirés des rayons médullaires sont du plus haut intérêt pour la diagnose des plantes ligneuses Dicotylédones. Sur les sections transversales du bois, remarquons d'abord que ces rayons ne communiquent pas toujours avec la moelle ; ils vont se multipliant dans les couches successives. Dans une couche de même ordre, ils sont plus ou moins rapprochés suivant les plantes. On en compte par millimètre : 13 dans le genre *Quercus*, 16 dans le genre *Alnus*, etc. Ils sont d'autant plus étroits qu'ils sont plus nombreux, les plus étroits n'ont qu'un seul rang de cellules (*Castanea, Buxus, etc.*). Il y en a parfois de deux sortes : de larges à plusieurs rangs, séparés par de plus étroits à un rang (*Fagus, Quercus, etc.*). Mais c'est principalement des coupes longitudinales tangentielles et radiales de la racine ou de la tige qu'il sera possible de tirer des caractères différentiels de la structure ligneuse. Ces sections permettent de voir, en effet, beaucoup plus nettement que sur les coupes transversales, si les rayons du bois sont tous semblables ou dissemblables ; s'ils sont formés d'une ou plusieurs files de cellules. Sur les sections radiales, on notera la hauteur de ces rayons et celle de leurs étages, la hauteur des cellules terminales étant toujours notablement plus grande. On examinera l'arrangement des ornements ou des ponctuations pariétales. Sur les sections tangentielles, on observera si les rayons sont disposés sans ordre apparent ou par étages.

Si nous résumons les caractères essentiels du bois des Dicotylédones, nous les trouvons dans les particularités suivantes : la distribution, l'agencement des vaisseaux, les perforations de leurs cloisons transversales ; la répartition des fibres ligneuses et du parenchyme ligneux, l'abondance relative des trachéides et la forme des cellules fibreuses. En ce qui concerne les rayons médullaires, il importe de faire entrer en ligne de compte la hauteur des étages, et de savoir s'ils sont homogènes ou hétérogènes en tant que structure ; la disposition tangentielle qui peut être régulière (structure étagée) ou irrégulière (structure en chicane). Il y a lieu enfin d'attacher une certaine importance à la présence des cellules, poches et canaux sécréteurs, lorsque cette constatation est possible.

Les autres particularités sont indifférentes ou n'ont qu'une faible valeur diagnostique. Tels sont les caractères empruntés à la présence des cellules comblantes, à la forme de la section transverse des vaisseaux, etc. Chez les fossiles, l'épaisseur des parois des éléments ligneux dépend d'une manière générale, des actions extérieures ; la minceur des membranes peut être produite par dessiccation et leur épaissement par hydratation.

En comparant les bois fossiles des Dicotylédones à ceux des végétaux vivants, il est possible d'arriver dans certains cas à des déterminations exactes. Par exemple, un bois fossile de Myrtacée,

l'*Eugeniaites princeps*¹, montre une structure tellement semblable à celle du bois d'une espèce actuelle, l'*Eugenia condensata*, qu'on peut avec une certitude suffisante l'identifier avec celle-ci ; de même un type crétacique d'Acérinée, l'*Aceroxylon madagascariense*² offre les ressemblances les plus accusées avec l'*Acer campestre*. La structure du bois a une valeur systématique.

Laboratoire d'Anatomie comparée des Végétaux vivants et fossiles du Muséum.

1. A. LOUBIÈRE. Sur l'anatomie comparée et l'âge relatif d'un bois fossile de Dicotylédone, trouvé dans une formation éruptive de Nosy-Mitsio (Madagascar). (*Bull. Soc. Géologique France* (5), t. III, p. 125, 1933).

2. Anatomie comparée d'un bois de Dicotylédone crétacique de Madagascar. (*Bull. Muséum*, 2^e s., t. XI, n^o 5, p. 484, 1939).